

УДК 576.895.132.8

# ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПОВ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *HYSTEROETHYLACIUM ADUNCUM* (NEMATODA: ASCARIDATA)

© Е. Д. Вальтер

В лабораторных условиях прослежено развитие *Hysterothylacium aduncum* внутри яйца до выхода во внешнюю среду личинок II стадии, что свидетельствует о продланной в яйце одной линьки. С помощью экспериментального заражения изоподы *Jaera albifrons* (Crustacea), выполняющей в жизненном цикле *H. aduncum* роль промежуточного хозяина, исследованы начальные этапы жизненного цикла паразита. Развитие паразита в изоподах сопровождается миграцией из кишечника в гемоцель, затем в мускулатуру, где с 9—12-го дня паразит приступает к линьке. Рассматривается механизм линьки, в осуществлении которой важная роль принадлежит хозяину. Полученные результаты обсуждаются в связи с возникшей в литературе полемикой о числе линек (одной или двух) внутри яйца и отсутствии или наличии линьки в беспозвоночных.

Представление о жизненных циклах паразитических нематод периодически подвергается переосмыслению. Такое положение вещей является вполне правомочным. Нематоды сем. Anisakidae, среди которых встречаются виды, имеющие эпидемиологическое значение (*Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens*, *Contracaecum osculatum* и др.), давно привлекают к себе внимание. Жизненные циклы анизакид протекают в общем по одной схеме, однако для каждого конкретного вида существуют свои особенности. Большинство анизакид относится к гетероксенным паразитам — диксенным или триксенным. Есть данные, что при определенных условиях жизненные циклы некоторых из них могут протекать по моноксенному типу. В жизненном цикле *H. aduncum* — широко распространенного паразита морских рыб, несмотря на значительную изученность, оставались неясные моменты.

В последние годы возникла полемика относительно числа линек в яйце у водных аскаридат. На примере *H. aduncum* мы доказали наличие лишь одной первой линьки в яйце. Во внешнюю среду выходит личинка II стадии, инвазионная, как считает Андерсон (Anderson, 1984), для беспозвоночных. Для доказательства этого мы предприняли повторный (через 30 лет) эксперимент по выведению культуры яиц и личинок нематоды и заражению беспозвоночных *Jaera albifrons* (Crustacea, Isopoda).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

10 VIII 1995 г. из кишечника керчака *Myoxocephalus scorpius*, добытого в Ругозерской губе Белого моря, были извлечены 2 экз. половозрелых самок *H. aduncum*. Для получения культуры яиц нематод помещали в чашки Петри с морской водой, куда они откладывали яйца. Каждую самку пассажировали через несколько чашек Петри. Наблюдения за развитием яиц проводили в лаборатории при температуре 20°. Для заражения был использован 31 экз. изопод *J. albifrons*. Все они были свободны от инвазии *H. aduncum*. Наблюдение за рачками велось в прохладном

помещении, температура в котором колебалась в зависимости от изменений окружающей среды (в конце опыта 23 IX она составляла 5—6°). В целом методика проведения опытов соответствовала отработанной нами ранее схеме (Вальтер, 1968а, 1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*H. aduncum* — яйцекладущий паразит, откладка яиц происходит порционно. В течение 40—45 с из вульвы самки выделяется лента в несколько десятков яиц, поначалу склеенных друг с другом, но вскоре распадающихся. После вымета наблюдается пауза на 30—35 с, во время которой из матки в вагину и дальше к вульве поступает новая порция готовых к выделению яиц. Вымет и пауза чередуются более или менее равномерно, постепенно пауза удлиняется. На 4—5-е сутки с момента яйцекладки самка становится вялой, и поступление яиц во внешнюю среду прекращается. Яйца *H. aduncum* выделяются на стадии 1—2 бластомеров, имеют округлую или овальную форму и окружены, как это характерно для аскаридат водных животных, тонкой гладкой оболочкой (Мозговой, 1953). Размер выделенных яиц 0.056—0.062 × 0.064—0.068 мм. Уже через 2—4 ч после откладки яйца находились на стадии 4 бластомеров. Стадия морулы образуется через 2.5—3 сут. На 4-е сутки появляются первые червеобразные личинки, которые вскоре начинают активно двигаться в яйце. Формирование личинок I стадии оканчивается на 5—6-е сутки. На головном конце личинок заметен небольшой, сильно преломляющий свет кутикулярный бугорок. Имеются ротовое и анальное отверстия, однако пищеварительную систему различить трудно, ибо вся внутренность личинки заполнена зернистой массой. Половой зачаток из двух клеток расположен вентрально и сдвинут в заднюю часть тела. Длина извлеченной из яйца личинки 0.307—0.31 мм. Зернистость сохраняется до 6—7 сут. На 7-е сутки личинки уже наполовину прозрачные. У личинок внутри 9-дневного яйца зернистость заметна только на некоторых участках тела ближе к заднему концу. На 8-е сутки у личинок I стадии кутикула начинает отслаиваться, и в яйце происходит линька. Этот процесс отчетливее заметен на переднем конце. Через некоторое время кутикула полностью отслаивается и покрывает тело личинки в виде разбухшего чехлика. Такие личинки активны, часто переворачиваются внутри яйцевой оболочки. Длина 8-дневной личинки с чехликом 0.328, без чехлика — 0.325 мм. Начиная с 8-х суток личинка переходит во II стадию развития. На головном конце личинки заметен маленький сверлильный зубик. Отслоившийся чехлик в виде гармошки охватывает все тело. На 10—12-е сутки с момента откладки яиц начинается процесс вылупления личинок. Готовая к вылуплению личинка непрерывно двигается внутри яйца, стараясь своим головным концом со сверлильным зубом прорвать яйцевую оболочку. В результате последняя истончается, разрывается и личинка стремительно выталкивается в образовавшееся отверстие. Вылупление длится 3—3.5 мин. Морфологические особенности личинок II стадии отчетливо выражены. Пищеварительная система представлена цилиндрическим пищеводом, желудочком округлой формы, кишечной трубкой. От желудка кзади отходит желудочный отросток. Половой зачаток бобовидной формы. Нервное кольцо и экскреторное отверстие, расположенное вблизи него, хорошо заметны (рис. 1). Длина личинки с чехликом 0.328, без него — 0.217 мм.

Поведение личинок во внешней среде, по нашим наблюдениям, весьма своеобразно. Они очень активны, беспрестанно совершают колебательные движения, сгибая и разгибая хвост и голову. За 1 мин личинка *H. aduncum* II стадии совершает 34—40 таких движений. Личинки остаются живыми до 34 сут. По данным Марковского (Markowski, 1937) и Пунта (Punt, 1941), личинки II стадии могут свободно плавать в морской воде до 1.5—2 мес. Нами еще в 1966 г. свободноживущая личинка II стадии обнаружена в пробе планктона с глубины 0—20 м. Во внешней среде личинки *H. aduncum* II стадии не питаются и почти не увеличиваются в размерах. В онтогенезе нематоды они выполняют расселительную функцию. Чехлик,

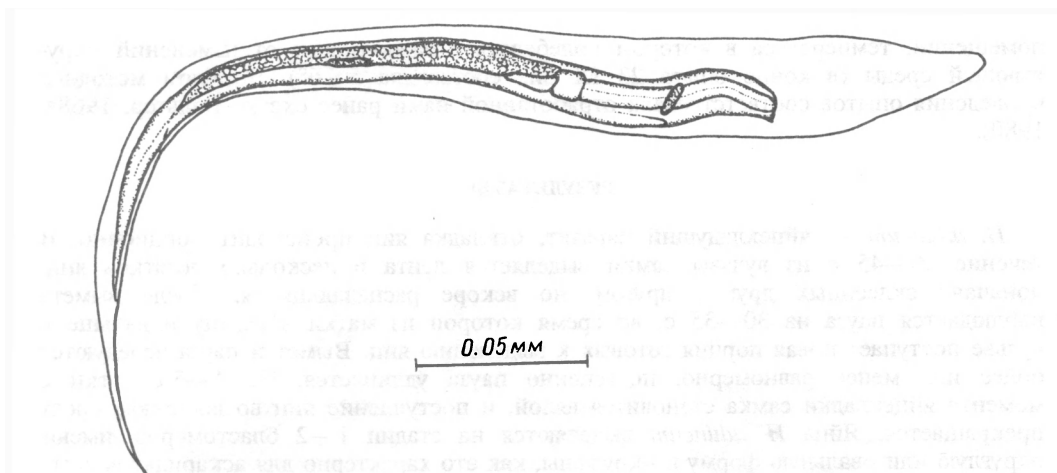


Рис. 1. Вылупившаяся из яйца личинка *Hysterothylacium aduncum* II стадии.

Fig. 1. Hatched *Hysterothylacium aduncum* larva of II stage.

окружающий личинку со всех сторон, фактически замуровывает ее, являясь одновременно защитным образованием, что представляет своеобразную адаптацию к условиям существования в водной среде. Чехлик легкий, прозрачный и достаточно просторный, позволяющий личинке легко переворачиваться внутри него. Зернистость кишечника у личинки четко выражена и представляет собой, по-видимому, жировые отложения. Благодаря этим особенностям личинки способны парить в воде наподобие планктонных организмов. Их можно рассматривать как неотъемлемую часть планктона или бентоса (Вальтер, 1990). Совершая колебательные движения, личинки могут сближаться друг с другом, прилипать своими хвостовыми концами к какому-нибудь субстрату, например яичевой оболочке, и образовавшийся комочек из личинок в конце концов оседает на дно или может зацепляться за неровности покровов живых объектов (щетинки на конечностях ракообразных, хеты полихет и т. п.). Такие агрегации личинок, по нашему мнению, служат приспособлением для привлечения водных животных, в том числе и промежуточных хозяев нематоды. Промежуточными хозяевами *H. aduncum* служат разнообразные беспозвоночные (Вальтер, 1968б).

В наших экспериментах был использован только *J. albifrons* как наиболее неприхотливый объект для содержания в искусственных условиях. Рачки нетребовательны к колебаниям температуры и солености, однако нуждались в постоянном притоке свежей морской воды. Результаты заражения изопод личинками нематод приведены в таблице.

Почти 100 %-я восприимчивость рачков к заражению в эксперименте свидетельствует о большой потенции изопод к инвазии *H. aduncum*. Это позволяет рассматривать *J. albifrons* как облигатных промежуточных хозяев нематоды.

Главный результат проведенных экспериментов — подтверждение данных прошлых лет (Вальтер, 1968а, 1980) о существовании линьки *H. aduncum* в промежуточном хозяине. Опытами 1995 г. установлено, что линька происходит в более ранние сроки — на 9—12-е сутки и растянута по времени на несколько дней. Изучение материала подвело нас к мысли, что локализацией молодых личинок II стадии, готовящихся к линьке, является скелетная мускулатура дорсальной и вентральной сторон «брюшка» (собственно грудной отдел рака). Всего изучено 547 личинок: 339 экз. — II стадии, 71 — линяющих, 164 экз. — III стадии. Поскольку при работе с йерами, мелкими рачками в 2.5—4.2 мм длины, добиться определенной дозированности личинок, используемых в опытах, как принято с лабораторными позвоночными животными (мышами, крысами и др.), достаточно трудно, мы этой

Результаты экспериментального заражения *J. albifrons* двухдневными личинками *H. aduncum* II стадии (по трем опытам)

Results of experimental infection of *J. albifrons* with second-stage larvae *H. aduncum* (in three experiments)

Дата проведения опыта, 1995 г.		Время контакта с личинками (в час)	Число рачков (экз.)	Экстенсивность инвазии (%)	Интенсивность инвазии (экз.)
начало, август	окончание, сентябрь				
23	23	32	7	85.7	0—30
23	20	48	13	100	5—49
24	23	72	11	100	8—31

цели не ставили. Помещая йер в обильную культуру личинок, мы тем самым обрекали рачков на заведомо высокую инвазию, из-за чего в первые дни наблюдалась гибель рачков. Личинки в недавно умерших рачках оставались живыми. Они погибали лишь при длительном нахождении в мертвых хозяевах.

Почти все личинки в кишечнике хозяина, уже с первых минут сбросив чехлик от первой линьки («гармошку») и пробуравив стенку кишечника, направляются сначала в полость тела, затем в мускулатуру. Чаще всего мы наблюдали личинок одного возраста с одним и тем же уровнем органогенеза. Случалось, что при высокой интенсивности инвазии часть личинок опережала в своем развитии других. Вероятно, метаболиты крупных личинок отрицательно влияли на более молодых.

Рассматривая эксперименты с заражением *J. albifrons* как экстремальную ситуацию в жизни паразита и хозяина, необходимо подчеркнуть, что столь высокая инвазия *H. aduncum* рачков в природе не встречается. Всего лишь у 3 рачков из 2045 экз. были найдены личинки *H. aduncum* по одному на каждого (Вальтер, 1980).

Почему никто не находил линьки в гемоцеле? Потому что ее там и не стоило искать — она происходит в мышцах. В гемоцеле развиваются уже подросшие личинки III стадии, прошедшие предварительно обязательную линьку именно в мускулатуре. Сам механизм линьки, по нашему мнению, осуществляется особым образом, не так как в кишечнике позвоночного хозяина — рыбы, где достаточно жизненного пространства и более жидкая внутренняя среда, которая существенно отличается от таковой мускулатуры ракообразных. Физиологические и биохимические особенности поперечнополосатой мускулатуры ракообразных (Bliss, 1982) создают, как мы убедились, оптимальные условия для развития личинок. Последние локализуются, как правило, вдоль мышечных волокон. При интенсивной заселенности личинками мышц наблюдаются изменения мышечных волокон, которые искривляются, расширяя пространство для находящихся между волокнами личинок, располагающихся там то в вытянутом, то в сложенном состоянии. Изменение личинками положения тела в пространстве свидетельствует об активном их поведении. Довольно трудно было уловить самый момент линьки, так что пропустить его ничего не стоит. Сброшенный чехлик, вероятно, быстро резорбируется. Кутикула собирающихся линять личинок очень тонкая, нежная, она немного отслаивается по всей длине личинки сразу, несколько больше на головном и хвостовом концах (рис. 2). Постоянная работа мускулатуры, волокна которой при разнообразном движении рачков подвергаются мощным сокращениям, сопровождаемым значительным их укорочением, способствует процессу линьки. Вполне вероятно, что при смещении скользящих друг о друга мышечных волокон нарушается целостность отставшей кутикулы, и она стаскивается, освобождая личинку. По-видимому, локализацию личинок *H. aduncum* в мускулатуре *J. albifrons* следует рассматривать как особую адаптацию паразита к хозяину. Скелетные волокна, по Блисс (Bliss, 1982),

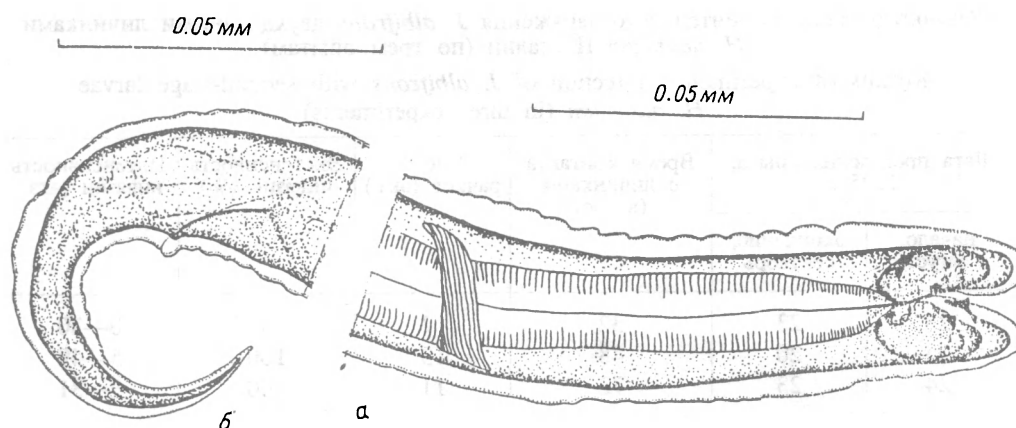


Рис. 2. Личинки *Hysterothylacium aduncum* в процессе линьки со II стадии на III на 10-е сутки после заражения.

а — головной конец линяющей личинки; б — хвостовой конец той же личинки, латерально.

Fig. 2. Moult of *Hysterothylacium aduncum* larva from II to III stage, 10th day after infection.

богато снабжены кровеносными сосудами, а значит хорошо аэрированы, что важно для развивающихся личинок. Рост и развитие паразитов, начинающиеся вскоре после линьки, связаны с их усиленным питанием. Одновременно с этим происходит бурный органогенез, увеличение метаболической и физиологической активности. В этот период у личинок расширен просвет стомы, пищевода, кишечника (срединный отдел), ректума. Пищеводные и ректальные железы становятся заметными. Экскреторный канал, подходящий к экскреторному отверстию, также четко выражен.

В данном сообщении мы не останавливаемся подробно на морфологии личинок. Основные морфометрические показатели личинок II и III стадий из экспериментальных рачков совпадают с данными прошлых лет (Вальтер, 1968а, 1980). Коснемся лишь отдельных моментов, не отмеченных прежде. В организме промежуточного хозяина еще до наступления линьки (в процессе ее и по окончании) у личинок *H. aduncum* формируются структуры, не свойственные периоду их свободной морской жизни. Так, было замечено, что у личинок 0.23—0.258 мм длины на 5-й день после заражения при локализации в мускулатуре наблюдается склеротизация головного конца, выражающаяся в появлении пока еще слабо уплотненных кутикуляризованных продольных и поперечных перегородок, бляшек, способствующих, вероятно, укреплению свода головы и формирующейся стомы. Эти образования постепенно увеличиваются по мере роста личинок. Они имеют вид сильно преломляющих свет включений. Их появление несомненно связано со способностью личинок анизакид к миграции по организму хозяина между волокнами мускулатуры, т. е. в довольно плотных тканях. Другая замеченная особенность — у некоторых готовящихся линять личинок под отступившей старой кутикулой (чехликом) молодая кутикула с краю выглядит мелкоскладчатой или кольчатой, что связано с необходимостью ее расправления по окончании линьки.

Местами она все равно остается фстончатой. Именно это и дает возможность личинкам III стадии существенно увеличиваться в размере. По нашим данным, длина развивающихся в рачках личинок III стадии варьировала в широком диапазоне от 0.447 до 2.229 мм. Этим личинкам свойственны значительные формообразовательные процессы. Наиболее сильного развития достигает пищеварительная система, которая полностью формируется на III стадии. Также ощутимые изменения претерпевает и половая система, особенно к 15—17-м суткам, когда легко можно различить личинок



по полу. У личинок III стадии более быстрыми темпами развивается женская половая система по сравнению с мужской. Весьма важным для развивающихся личинок следует считать появление полости тела уже на 9—10-е сутки, способствующей вместе с полостной жидкостью увеличению тургора, так необходимого личинкам *H. aduncum* для обитания в плотных мышечных тканях. К 30-м суткам — концу эксперимента, у некоторых личинок появляются цервикальные крылья, характерные для взрослых паразитов. Эти образования, связанные с головным концом, относятся к рецепторным структурам. Обращает на себя внимание тот факт, что в области хвоста у растущих личинок примерно с 15-х суток и далее под кутикулой III стадии проглядывает контур хвоста следующей (IV) стадии. На дистальных участках хвоста постепенно формируется вооружение в виде шипиков, в последующем изменяется и форма хвоста. У заканчивающих свое развитие в промежуточном хозяине личинок III стадии форма хвоста удлинненно-округлая с небольшим мукроном. Характерно некоторое различие в длине хвоста у самок и самцов. Просвечивающий шиповатый хвост IV стадии в дальнейшем у более старших личинок принимает дефинитивную форму, связанную с последующими двумя линьками в окончательном хозяине. Особенностью развивающихся личинок II и III стадий *H. aduncum* является наличие необходимого для миграций по телу промежуточного хозяина сверлильного зуба. В момент линьки чехлик II стадии сползает вместе со сверлильным зубом. Любопытно, что, как и другие структуры, сверлильный зуб личинок II и III стадий растет. У только что полинявших личинок он маленький, у крупных личинок III стадии он мощный и занимает заметно большую площадь на голове. Таким образом, сверлильный зуб — необходимый атрибут личинок II и III стадий, служащий для прокладывания пути в период миграции по телу хозяина. Конфигурация личинок по мере роста также меняется: вначале на II стадии они стройные, достаточно длинные, затем при переходе к III стадии становятся утолщенными, кургузыми. Постепенно, однако, они вытягиваются в длину. На более поздних стадиях развития они перемещаются в гемоцель, где продолжают расти.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты наших экспериментов показывают, что в яйце *H. aduncum* происходит одна линька, определяющая переход личинки I стадии во II. В культуре яиц выход личинок II стадии происходит спонтанно и почти одновременно. По данным Кёе (Køie, 1993a), спонтанного вылупления личинок из яиц, за редким исключением, не происходит. Известно, что яйцами со сформированными личинками вполне возможно заразить требуемых хозяев, что и было сделано автором. Самым любопытным в исследованиях Кёе следует признать факт появления из яиц *H. aduncum* личинок III (!) стадии, что расходится с нашими данными и данными многих других исследователей (Myers, 1960; Berland, 1961; Мозговой и др., 1968; Sluiter, 1974; Супряга, Мозговой, 1974; Norris, Overstreet, 1976; Reimer, 1983; J. W. Smith, 1983; J. D. Smith, 1984; Moravec, Magasawa, 1986; Yoshinaga e. a., 1987; Anderson, 1988; Lunneryd, 1991). Из яйца *H. aduncum*, по нашему мнению, во внешнюю среду вылупляются личинки II, а ни в коем случае не III стадии. Как убедительно в своем фундаментальном труде показал Парамонов (1962), каждый возраст (стадия) нематод характеризуется определенным, присущим только ему уровнем формообразовательных процессов, главными из которых следует считать организацию пищеварительной и половой систем. Прежде всего они являются надежным индикатором стадий нематод. Именно на этом основании ожидать вылупления из яиц *H. aduncum* личинок III стадии нам не представляется возможным. В литературе тем не менее примеры такого рода упоминаются, что вполне увязывается с особенностями жизненных циклов нематод. Так, для аскаридоидной нематоды *Sulcascaaris sulcata* — паразита австралийской морской черепахи характерно выход из яйца личинки III стадии, одетой сразу двумя чехликами, остающимися на теле личинки после предыдущих двух линек (Kinpe, 1985). По данным Кёе, вылупившиеся из яйца

личинки III стадии,  $0.27\text{—}0.32 \times 0.014\text{—}0.018$  мм, окружены кутикулой личинок II стадии, в то время как кутикула от первой линьки остается в яйце. Именно такой размер имеют, по нашим данным, личинки *H. aduncum* II стадии по выходе из яйца. Считаем, что приведенные в статье Кёе некоторые иллюстрации личинок III стадии в действительности соответствуют II стадии. Исходя из собственных экспериментальных результатов, автор приходит к выводу о постепенном росте личинок III стадии при попадании в различных беспозвоночных, причем в некоторых малакостраках они достигают внушительных размеров — 20 мм. По мнению Кёе, жизненный цикл *H. aduncum*, как любой другой нематоды, связан с четырьмя линьками, две из которых проходят в яйце, две — в окончательном хозяине. По такой же схеме может протекать жизненный цикл и других анизакид (Køie, Fagerholm, 1993; Køie e. a., 1995).

Выводы Кёе (Køie, 1993a, 1993b; Køie, Fagerholm, 1993; Køie e. a., 1995) не соответствуют данным по биологии нематод этой группы. Если две линьки совершаются в яйце, остается неясной роль беспозвоночных в жизненных циклах анизакид. Кёе называет этих беспозвоночных «промежуточными хозяевами», однако в промежуточном хозяине обязательно должны происходить незначительные изменения паразита, сопровождаемые линькой.

Некоторые авторы признают возможным существование одной и/или двух линек в яйце анизакидных нематод (Smith e. a., 1990; Anderson, 1992; McClelland, 1992). Как считает Андерсон (Anderson, 1992), жизненные циклы нематод сем. Anisakidae отличаются большим разнообразием. Они могут быть сложными (с двумя или одним промежуточными хозяевами) или простыми (без участия промежуточных хозяев), когда все развитие заканчивается в единственном хозяине — рыбе. Резервуарные хозяева также имеются в жизненных циклах анизакид. И тем не менее инвазионной для беспозвоночных всегда остается личинка II стадии, а для рыб чаще всего — личинка III стадии, хотя есть и отступления, как в случае с *Hysterothylacium haze* (Yoshinaga e. a., 1988). Жизненный цикл *H. aduncum* гетероксенный, помимо изоподы *J. albifrons*, и другие беспозвоночные были зарегистрированы нами в разные годы в качестве промежуточных хозяев. Это полихеты *Lepidonotus squamatus* и *Harmothoe imbricata*, у которых встречались личинки *H. aduncum* II и III стадий (Вальтер, Попова, 1967), амфиподы *Caprella septentrionalis*, у которых тоже были найдены личинки II и III стадий (Вальтер, 1968в), и хетогнаты *Sagitta elegans*, зараженные личинками III стадии (Вальтер и др., 1974). Добавим, что личинки II стадии встречались очень редко. При вскрытии беспозвоночных чаще всего попадались личинки *H. aduncum* III стадии, а также *A. simplex* (Вальтер и др., 1974) и *P. decipiens* (Вальтер, 1978, 1987). Личинки *C. osculatum* у беспозвоночных Белого моря нами не выявлены. Разгадка этого явления остается открытой.

Подтверждением нашей правоты о наличии в яйце *H. aduncum* одной линьки явилась публикация Межерс и др. (Measures e. a., 1995), посвященная ультраструктурным исследованиям яиц и личинок *P. decipiens*. Авторы полагают, что большинство исследователей, придерживающихся мнения о существовании двух линек в яйце, основывало свои доводы на рассмотрении личинок, искусственно выделенных из яйца надавливанием на них покровными стеклами, что могло вызвать артефакты. Межерс советует относиться к полученным таким образом результатам с осторожностью. При надавливании слои кутикулы смещаются и могут отделяться друг от друга, при этом одна кутикула может выглядеть как две.

Следует подчеркнуть, что экспериментальные исследования, не подтвержденные данными по спонтанному заражению, таят в себе немало подводных камней. Именно к такому выводу мы пришли после фактически 30-летнего изучения жизненного цикла *H. aduncum*. Оказалось, что нами неверно был установлен момент линьки — на 17—19-е сутки (Вальтер, 1968а, 1980), который не раз упоминался и другими исследователями, ссылавшимися на наши данные.

Тщательно изучив препараты 1995 г. и прошлых лет, мы пришли к выводу, что на основании морфологии без особого труда можно определить стадии паразитов.

Парамонов (1962) отмечает, что закономерности, выведенные им для фитогельминтов, приложимы и к зоопаразитическим нематодам, т. е. к классу нематод в целом. Исходя из этого, можно правильно определить стадии развития личинок и приуроченность их к конкретным срокам заражения хозяев — в данном случае изопод *J. albifrons*. Эти данные могут быть вполне приложимы к таковым по другим видам анизакидных и спируридных нематод, что интересно для понимания эволюции и филогении нематод спиро-аскаридатной ветви. По результатам экспериментов 1995 г., на 15—19-е сутки после заражения личинки *H. aduncum* находятся на III стадии развития, линька у них уже прошла, идет бурный органогенез половой системы (женской и мужской), пищеварительная система уже полностью сформирована. По нашим последним данным, линька начинается на 9—12-е сутки, когда половая система состоит всего из нескольких клеток, кишечный вырост отсутствует или только-только начинает набухать участок кишки, прилегающий к желудочку, который потом начнет вытягиваться, формируя кишечный вырост.

В заключение напомним слова Парамонова (1962, с. 301): «...недостаточно регистрировать линьки. Суть явления не в них, а в качественных преобразованиях органов. Важнейшее значение поэтому имеет прослеживание процессов формообразования органов — чувствительного индикатора на морфофизиологические возрастные перестройки».

#### Список литературы

- Вальтер Е. Д. Об участии изопод в цикле развития *Contracaecum aduncum* (Nematoda, Anisakidae) // Паразитология. 1968а. Т. 2, вып. 6. С. 521—527.
- Вальтер Е. Д. К вопросу о хозяевах *Contracaecum aduncum* (экспериментальное заражение животных личинками паразита) // Седьмая сессия Уч. Сов. по пробл. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии». Тез. докл. Петрозаводск, 1968б. С. 128—129.
- Вальтер Е. Д. *Caprella septentrionalis* Kröyer — промежуточный хозяин нематод рода *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912 // Зоол. журн. 1968в. Т. 47, № 1. С. 127—131.
- Вальтер Е. Д. Обнаружение *Terranova decipiens* (Nematoda, Ascaridata) у амфиподы *Caprella septentrionalis* Kröyer // Вест. Моск. ун-та. Сер. Биология. 1978. № 3. С. 12—14.
- Вальтер Е. Д. Наблюдения за развитием нематоды *Contracaecum aduncum* в организме *Jaera albifrons* (Crustacea, Isopoda) // Биология Белого моря. Тр. Беломор. биол. станц. 1980. Т. 5. С. 155—164.
- Вальтер Е. Д. *Marinogammarus obtusatus* (Amphipoda) — новый промежуточный хозяин нематоды *Pseudoterranova decipiens* // Биол. науки. 1987. № 6. С. 28—32.
- Вальтер Е. Д., Попова Т. И. Инвазия беломорских полихет личинками аскаридат // Тез. докл. V науч. конф. паразитол. УССР. Киев, 1967. С. 181—182.
- Вальтер Е. Д., Попова Т. И. О роли полихеты *Lepidonotus squamatus* в биологии анизакид // Тр. Беломор. биол. станц. МГУ. 1974. Т. 4. С. 177—182.
- Вальтер Е. Д., Валовая М. А., Попова Т. И. К изучению инвазии гельминтами планктонных беспозвоночных Белого моря // Вест. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1974. № 3. С. 31—38.
- Мозговой А. А. Аскариды животных и человека. Книга первая. Основы нематодологии. Т. 2. 1953. 351 с.
- Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семенова М. К. Жизненный цикл *Contracaecum spiculigerum* (Ascaridata: Anisakidae) — паразита домашних и экономически важных птиц // Тр. ГЕЛАН СССР. 1968. Т. 19. С. 129—136.
- Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Изд-во АН СССР, 1962. 479 с.



- Супряга В. Г., Мозговой А. А. Биологические особенности *Raphidascaris acus* (Anisakidae: Ascaridata) — паразита пресноводных рыб // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 6. С. 494—502.
- Anderson R. C. The origins of zooparasitic nematodes // Can. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 317—328.
- Anderson R. C. Nematode transmission patterns // J. Parasitol. 1988. Vol. 74, N 1. P. 30—45.
- Anderson R. C. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. C. A. B. International Wallingford. U. K., 1992. 548 p.
- Berland B. Nematodes from some Norwegian marine fishes // Sarsia. 1961. Vol. 2. P. 1—50.
- Sliss D. ed. The biology of Crustacea. Academy Press. N. Y., 1982. Vol. 3. P. 366—380.
- Køie M. Aspects of life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Zool. 1993a. Vol. 71. P. 1289—1296.
- Køie M. Nematode parasites in Teleosts from 0 to 1540 Depth of the Foros Islands (The North Atlantic) // Ophelia. 1993b. Vol. 38, N 3. P. 217—243.
- Køie M., Fagerholm H.-P. Third stage larva from eggs of *Contracaecum osculatum* // J. Parasitology. 1993. Vol. 79, N 5. P. 777—780.
- Køie M., Berland B., Burt M. D. S. Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52 (Suppl. 1). P. 134—139.
- Kinne O. ed. Diseases of Marine Animals. Biolog. Anstalt Helgoland. Habburg, 1985. Vol. IV, part 2. 884 p.
- Lunneryd S. G. Anisakid Nematodes in the harbour seal *Phoca vitulina* from the Kattegat. — Skagerrak and the Baltic // Ophelia. 1991. Vol. 34, N 2. P. 105—115.
- Markowski S. Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802) // Bull. Acad. Pol. Sci. Lett. Ser. B. 1937. T. 2. S. 227—247.
- McClelland G. Experimental infection of fish with larval sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Anisakinae), transmitted by amphipoda // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52 (Suppl. 1). P. 140—156.
- Measures L. N., Hong H. The number of moults in the eggs of sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea): an ultrastructural study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52 (Suppl. 1). P. 156—160.
- Moravec F., Nagasawa K. New records of amphipods as intermediate hosts for Salmonid Nematoda Parasites in Japan // Folia Parasitol. 1986. Vol. 33. P. 45—49.
- Myers B. J. On the morphology and life history of *Phocanema decipiens* (Krabbe, 1878) Myers, 1959 (Nematoda: Anisakidae) // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, N 2. P. 331—340.
- Norris D. E., Overstreet R. M. The public health implications of larval *Thynnascaris* Nematodes from Schellfish // J. Milk Food Technol. 1976. Vol. 39, N 1. P. 47—54.
- Punt A. Recherches sur quelques nématodes parasites de la poissons de la mer du Nord // Mem. Mus. Hist. Nat. Belg. 1941. N 98. P. 1—110.
- Reimer L. W. Die heringswürmer (*Anisakis simplex*) und verwandte Arten // Beilage Angewandte Parasitologie. 1983. Jg. 24. H. 4. S. 1—96.
- Sluiter J. F. *Anisakis* sp. Larvae in the Stomache of Herring (*Clupea harengus* L.) // Z. Parasitenk. 1974. T. 44. P. 279—288.
- Smith J. D. Development of *Raphidascaris acus* (Nematoda, Anisakidae) in paratenic, intermediate, and definitive hosts // Can. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 1370—1386.

- Smith J. W. *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea): morphology and morphometry of larvae from euphausiids and fish, and review of the life history and ecology // J. Helminthol. 1983. Vol. 57. P. 205—224.
- Smith J. W., Elarifi A. E., Wootten R., Pike A. W., Burt M. D. S. Experimental infection of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, with *Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) and *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, N 12. P. 2293—2296.
- Yoshinaga T., Ogawa K., Wakabayashi H. Experimental life cycle of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda, Anisakidae) in fresh water // Fish Pathol. 1987. Vol. 22, N 4. P. 234—251.
- Yoshinaga T., Ogawa K., Wakabayashi H. Developmental morphology of *Hysterothylacium haze* (Nematoda: Anisakidae) // Fish Pathol. 1988. Vol. 23, N 1. P. 19—28.

МГУ, Биофак, Москва, 119899

Поступила 10.04.1996  
После доработки 25.05.1997

# EXPERIMENTAL STUDY OF EARLIER STAGES OF HYSTERTHYLACIUM ADUNCUM LIFE CYCLE (NEMATODA: ASCARIDATA)

E. D. Walter

**Key words:** *Hysterothylacium aduncum*, *Jaera albifrons*, experimental infection, development, molts.

## SUMMARY

A development of the *Hysterothylacium aduncum* from an egg stage to third larval stage was studied in laboratory conditions. An intermedial host *Jaera albifrons* (Crustacea: Isopoda) was artificially infected with *H. aduncum* to study earlier stages of parasite's life cycle. It was observed, that the parasites migrated within the isopod host from the intestine to haemocoel and later to muscles, where after 9—12 days they began to molt.